

# État des connaissances sur le développement embryonnaire des Bryozoaires Phylactolaemates

J.-L.L. D'HONDT

**Abstract:** State of the knowledge on the phylactolaematous embryology (Bryozoa). Comprehensive display of the present knowledge on embryology and larval development of the phylactolaematous bryozoans, including sites of gametogenesis, fecundation, nidation, segmentation, and organogenesis of the "vagile juvenile" (incorrectly assigned to a larva). New interpretations are given of the nidation mechanism in a "brooding didermic chamber" (better expression than the classical term "ooecium", which has to keep a different functional significance) and for the mesodermal histogenesis.

**Key words:** Bryozoa, Phylactolaemata, embryology, nidation, mesodermal histogenesis.

A la mémoire de Paul Brien (1894-1975),  
homme de courtoisie, de science et de culture,  
en souvenir de nos rencontres et de nos échanges

## Introduction

L'embryologie, l'organogenèse larvaire et la morphogenèse post-larvaire des Bryozoaires de la classe Phylactolaematoda ALLMAN 1856, pourtant décrites et patiemment illustrées par un certain nombre d'auteurs, restent cependant très imparfaitement connues. En effet, deux points essentiels de la reproduction sexuée de ces organismes n'ont jamais été élucidés quoiqu'ayant fait l'objet de spéculations, la pénétration de l'œuf fécondé à l'intérieur de l'ooécie (poche incubatrice différenciée à l'intérieur de l'autozoécie-mère) et l'origine embryologique du mésoderme. Le but de ce travail est dans un premier temps de rappeler brièvement l'état des connaissances sur ces phases essentielles du développement des Bryozoaires Phylactolaemates, puis de proposer, à la lumière de nos connaissances personnelles sur les développements embryonnaire et larvaire des Bryozoaires des classes des Eurystomatoda MARCUS 1938 et Stenolaematoda BORG 1926, de nouvelles hypothèses quant à la genèse du feuillet mésodermique et la réalisation de la nidation chez les Phylactolaemates.

Il faut remarquer que la plupart des connaissances sur ce sujet sont anciennes et n'ont jamais été réactualisées ; elles reposent sur des observations faites pour la plupart à la fin du XIXe et au début du XXe siècles, complétées par les travaux de MARCUS (1934) et de BRIEN dans les années 1950-1960, qui n'ont guère modifié fondamentalement les interprétations antérieures ; toutes ces études ont été fondées sur l'histologie traditionnelle. L'embryologie et les larves de Phylactolaemates n'ont jamais fait l'objet d'observations effectuées en microscopie électronique à transmission et ce matériel biologique nécessite donc une ré-étude selon les approches méthodologiques modernes.

## Connaissances actuelles

Les particularités de la reproduction sexuée des Phylactolaemates ont été soulignées par KOROTNEFF (1889), KRAEPELIN (1892), BRAEM (1897, 1908), MARCUS (1934), BRIEN (1952, 1953, 1954, 1960), BRIEN & MORDANT (1955-1956). Certains de ces auteurs ont donné de premières des-

criptions de la spermatogenèse (à partir d'un germarium commun, globuleux, émettant des vésicules de plus en plus longuement pédonculées qui constitueront les têtes des spermatozoïdes lorsque ceux-ci se seront individualisés et libérés) et de l'ovogenèse (à partir de la somatopleure). Tous ont montré que l'œuf issu de la fécondation chez les Phylactolaemates ne conduisait pas, comme chez les Eurystomes et les Sténolaemates, à la différenciation d'une larve subissant ensuite une métamorphose complète et complexe suivie d'une organogenèse caractérisée par la dégénérescence d'un certain nombre de lignées cellulaires typiquement larvaires et la réutilisation de certaines autres lignées (directement, ou après différenciation cytotologique suivie de redifférenciation) pour l'édification de l'ancestrula. Si chez la plupart des Bryozoaires le développement est indirect, il n'en est pas de même chez les Phylactolaemates où le développement est direct, sans métamorphose, l'organisme désigné incorrectement par les auteurs sous le nom de « larve » étant en fait une autozoécie libre et fonctionnelle, seulement un peu différente d'une ancestrula ou d'une autozoécie normale, qui elles sont sessiles. Chez les Phylactolaemates, le terme de « larve » est à proscrire pour éviter toute confusion avec les véritables « larves » qui caractérisent la reproduction sexuée des Eurystomes et des Sténolaemates ; nous proposons ici d'utiliser pour désigner spécifiquement cet organisme, planctonique et peut-être planctotrophe, phase libre du cycle de reproduction asexuée des Phylactolaemates, l'expression de « juvénile vagile ». Dans la première partie de ce texte, nous présentons une synthèse des connaissances actuelles sur l'embryogenèse des Phylactolaemates, fondée sur les observations quasiment toutes concordantes des auteurs précités, qu'ils ont effectuées sur plusieurs espèces, en soulevant les points demeurés obscurs. Dans la seconde partie, nous proposerons les hypothèses qui nous paraissent logiquement devoir être envisagées pour combler nos ignorances.

## 1) La gamétogenèse

Les Phylactolaemates présentent trois types de reproduction :

- un bourgeonnement d'accroissement colonial, par reproduction asexuée ; il s'agit dans ce cas d'une simple gemmiparité traditionnelle ;
- un bourgeonnement statoblastique, donnant naissance à deux types de statoblastes de signification fonctionnelle différente, les uns libérés et perpétuant l'espèce dans l'espace (flottoblastes *sensu lato*), les autres dans le temps en une même localité (sessoblastes), dont les évolutions respectives obéiront à des déterminismes différents, et qui différencieront chacun sous l'influence de facteurs spécifiques favorables le premier polypide. Le statoblaste a alors la signification fonctionnelle – mais non l'ontogénie – d'une ancestrula ;
- une reproduction sexuée, impliquant gamétogenèse, développement embryonnaire avec phénomènes d'apoptose éventuels, élaboration, différenciation puis maturation fonctionnelle d'un « juvénile vagile » ; celui-ci sera rejeté vers l'extérieur par un phénomène de viviparité et de développement direct, et il se fixera au substrat pour bourgeonner, *via* des autozoécies-filles, une nouvelle colonie. C'est ce type de reproduction qui nous intéressera dans ce travail.

La gamétogenèse débute, très précoce, à l'intérieur même de la première zoécie fondatrice d'un jeune zoarium, le statoblaste, après déhiscence et genèse de son polypide ; l'apparition des gamètes a lieu lorsque la colonie ne comporte encore qu'un seul individu. La formation des statoblastes sur le funicule sera plus tardive, ne débutant qu'après la fin de la reproduction sexuée. A l'intérieur d'une colonie déjà formée, la gamétogenèse débute au printemps, probablement sous l'influence du franchissement d'un seuil thermique ; elle ne se produit qu'une seule fois dans l'année, alors que la statoblastogenèse se poursuivra durant toute l'année ; la reproduction sexuée ne couvre donc qu'une courte période, de quelques semaines (environ 3), dans le cycle biologique d'une colonie de Phylactolaemates. Lorsque les cavités générales des zoécies ne sont pas

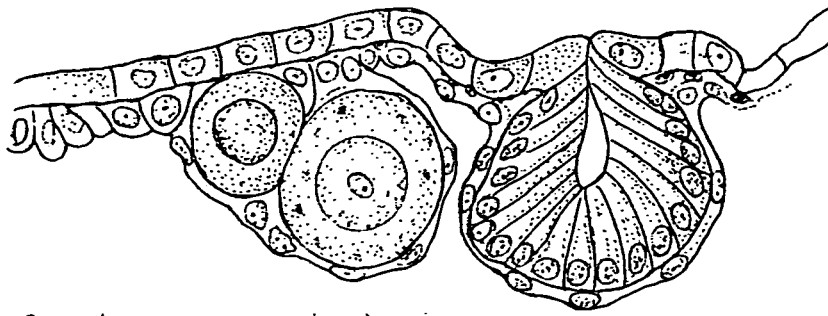
individualisées, mais communiquent entre elles, la spermatogenèse se produit sur les cloisons interzoéciales dorso-ventrales incomplètes appendues dans la cavité commune, au contact de brides mésodermiques d'une structure rappelant celle du funicule.

Lorsque cette zoécie est devenue fonctionnelle, elle différencie au contact interne de sa paroi le bourgeon bistratifié de sa première zoécie-fille, sous forme d'une hernie dirigée vers l'intérieur en partant de l'ectocyste ; cette hernie est constituée d'un massif de cellules ectodermiques issu par prolifération de l'épiderme pariétal, massif qui est doublé vers l'intérieur de la zoécie par une assise unistratifiée de cellules mésodermiques dérivant de la somatopleure. C'est à ce moment que commencent à se différencier, d'une part les spermatogonies à partir des cellules mésodermiques localisées dans une partie bien délimitée du funicule, à proximité de l'anse digestive (nous n'aborderons pas ici la différenciation des spermatogonies et des spermatides en spermatozoïdes, ni la typologie des spermatozoïdes de Bryozoaires), et d'autre part une « grappe ovarique » contiguë au jeune bourgeon polypidien-fils. Cette grappe est issue de la différenciation de cellules somatopleurales, et comporte une cinquantaine d'ovocytes à plus de 500 selon les espèces ; ces ovocytes sont caractérisés par le large diamètre de leurs noyaux et leur richesse en vitellus. Les gonades mâles et femelles coexistent, mais il semble que la spermatogenèse débute avant l'ovogenèse. Dans une colonie déjà formée et comportant plusieurs autozoécies, l'état gamétique sera généralisé à l'ensemble des autozoécies ; cette capacité gamétogénétique s'atténuera avec le temps, levant alors l'inhibition (hormonale ?) qui empêchait la maturation des statoblastes, et ceux-ci entreprendront alors leur différenciation. Il n'existe pas de lignée de cellules germinales différenciée et transmissible chez les Phylactolaemates.

La fécondation, qui se produit dans la somatopleure, n'a que très rarement été observée. L'interfécondité semble probable, soit à l'intérieur d'une même autozoécie, soit entre autozoécies d'un même zoarium. Si la colonie est assez volumineuse, il existe un décalage entre la maturation des zoécies centrales et de celles de la périphérie, la ga-

métogenèse pouvant débiter dans les régions distales du zoarium alors que la capacité gamétique a déjà été perdue dans les régions centrales qui commencent la différenciation de leurs statoblastes. Les larves les plus âgées sont donc celles élaborées par la partie centrale du zoarium, les plus jeunes étant émises graduellement en direction centrifuge. Après la fécondation, et après différenciation de la poche ooéciale (voir ci-après), les gamètes non utilisés se détacheront (le pédoncule de la grappe ovarienne se brisera) et tomberont dans la cavité générale de l'autozoécie ; leurs noyaux deviendront pycnocytiques, et les cellules s'histolysent. Lorsque l'œuf aura effectué sa nidation dans la poche incubatrice, l'autozoécie, dépourvue de polypide fonctionnel et ayant perdu ses gamètes (déjà nécrosés), deviendra une structure d'incubation, donc l'équivalent fonctionnel d'une ovicelle. On note donc un gaspillage considérable, puisqu'un seul, ou peut-être parfois deux, ovocytes, sur un total de parfois plusieurs centaines, seront amenés à se développer. Il arrive que l'on rencontre dans une même partie du zoarium à la fois des zoécies encore en reproduction sexuée, et d'autres en cours d'organogenèse statoblastique. Toutes les zoécies d'une même colonie étant simultanément en reproduction, même avec un gradient de décalage entre les parties externes et internes du zoarium, ce phénomène implique une coordination de l'information, par voie nerveuse ou hormonale, à l'intérieur de l'ensemble de la colonie, et une conjonction synchrone de facteurs externes et internes.

Dans l'unique grappe ovarique élaborée par une même autozoécie, il semble que généralement un seul ovocyte arrive à maturation et puisse être fécondé ; chez certaines espèces, toutefois, deux ovocytes arrivent à maturation, et il n'est pas à exclure *a priori* dans ce cas, bien que cela apparaisse peu probable, que l'autozoécie puisse alors donner naissance à deux juvéniles vagiles successifs. Les ovocytes se développent et s'accroissent, entourés par une fine assise de cellules somatopleurales (Fig. 1), donc d'origine mésodermique ; elles sont alors faiblement basophiles, avec un gros nucléole, oligoléthiques.

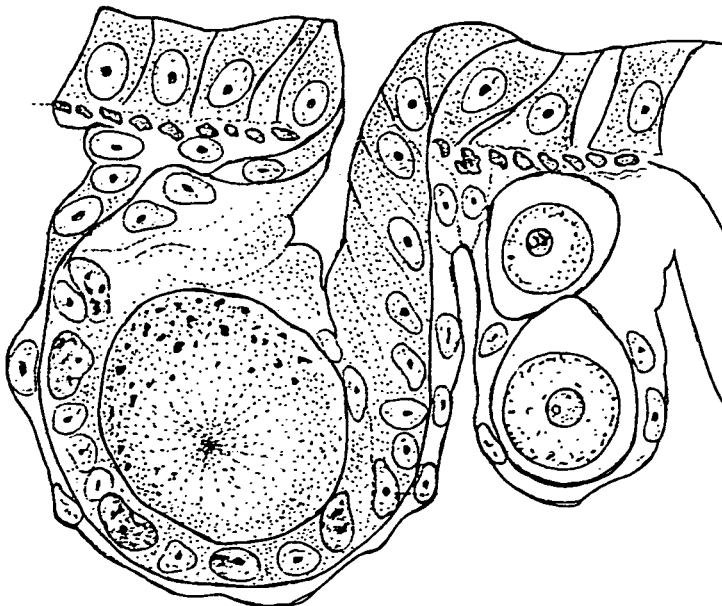


**Fig. 1 :** Coupe dans une grappe ovarique à travers deux ovocytes (à gauche). Début du développement du sac incubateur par prolifération cellulaire épidermique vers l'intérieur ; le sac est doublé par une fine couche cellulaire somatopleurale (à droite). D'après BRAEM (1897), modifié.

## 2) Nidation et développement embryonnaire

Un petit sac incubateur se différencie par prolifération cellulaire à partir d'une région précise de l'ectoderme, située en arrière de l'ovaire, sans doute sous influence hormonale ou effet de position ; à l'origine, il se présente comme une fronce ectodermique en forme de vésicule puis de doigt de gant, saillante vers l'intérieur, ouverte au contact de la cuticule, et qui s'allonge progressivement dans la cavité générale (Fig. 1) ; la doublure mésodermique somatopleurale de cette vésicule, qui lui est toujours accolée, se distend et l'accompagne dans son développement. Aussi la poche ainsi formée se présentera-t-elle finalement sous la forme d'un tube vésiculaire allongé, clos du côté interne, ouvert du côté externe, en continuité avec l'épiderme, et recouvert sur sa face externe par sa doublure péritonéale. On retrouve donc dans la genèse de cette structure, qui deviendra par la suite un organe d'in-

**Fig. 2 :** Sac incubateur ectodermique, toujours en continuité avec l'épiderme dont il est issu, et contenant un ovocyte (à gauche). Deux ovocytes dans la grappe ovarique (à droite). D'après BRAEM (1897), modifié.



cubation (l'œuf fécondé y pénétrera et c'est alors que débutera la segmentation), la composante structurale classique et fondamentale des Bryozoaires, celle que l'on observe à l'origine de toute différenciation organogénétique à l'intérieur de ce taxon : la vésicule didermique à feuillet interne d'origine ectodermique et à feuillet-doublure externe d'origine mésodermique.

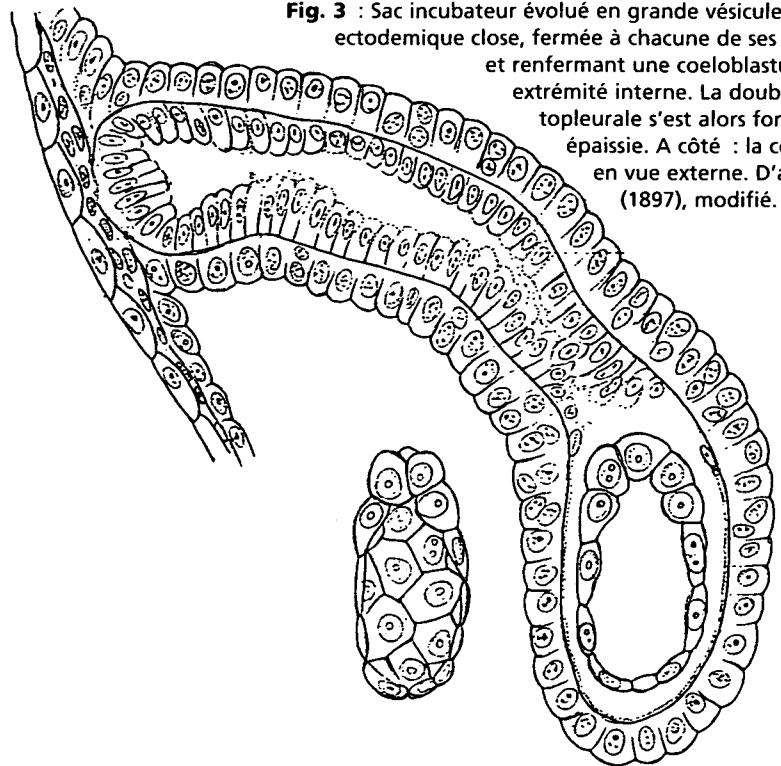
L'œuf est contenu dans la somatopleure pariétale, et il est plausible d'admettre que grâce, à la fois à des mouvements amiboïdes propres et à des contractions ou des pressions des tissus internes, il finira par gagner le voisinage du sac incubateur et s'y accollera. Mais le passage de l'œuf (encore entouré de ses cellules nourricières) à l'intérieur du sac incubateur n'a jamais été observé ; le mécanisme de cette pénétration, qui sous-entend pour lui la traversée du feuillet ectodermique afin d'accéder à la cavité interne de la vésicule en doigt de gant, demeure énigmatique. Nous reviendrons sur ce point dans la deuxième partie de ce texte.

Les anciens auteurs ont désigné ce sac incubateur sous le terme d'« o(o)écie » ou d'« oöcium ». Or ce terme est d'un emploi équivoque, puisqu'il est indifféremment utilisé par les bryozoologues sous trois acceptions différentes ; aussi une clarification s'impose-t-elle. Pour certains chercheurs, les mots « ovicelle » et « oöcie » sont synonymes (ANNOSCIA 1968) ; à notre avis, pour éviter toute ambiguïté, il conviendrait de limiter l'emploi du vocable « ovicelle » et de lui réserver l'exclusivité des coenozoécies calcifiées à fonction incubatrice et placentation interne des Néocheilostomes et des Scrupariines (chez les *Aetza* où il n'existe pas d'ovicelle vraie, on désigne sous le nom d'ovisac une structure incubatrice externe faiblement (ou non) calcifiée (COOK 1977)). Pour les spécialistes des Cyclostomes, l'oöcie est une coénozoécie complexe où s'effectuent non seulement la maturation de l'œuf et l'organogenèse larvaire, mais aussi le phénomène de scissiparité qui conduit par polyembryonie à l'élaboration d'embryons et de larves de 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> générations par partition des embryons initiaux ; à notre avis, c'est à ces zoécies au rôle fonctionnel particulier qu'il faudrait limiter l'appellation d'« oöcie ». Dans le cas des Phylactolaemates, la

structure incubatrice didermique n'est pas une zoécie spécialisée, mais un organe temporaire différencié dans une région très localisée de l'autozoécie ; aussi est-il impropre de le désigner sous le terme d'ooécie, et il conviendrait plutôt de l'appeler « sac incubateur interne ». Le terme de « poche incubatrice » a quant à lui été employé par MATRICON (1963) pour désigner la cavité d'incubation embryonnaire issue de la transformation du vestibule des *Alcyonidium*.

Lorsque l'oeuf fécondé est entré à l'intérieur du sac incubateur (Fig. 2), l'orifice de celui-ci se referme (il est impossible de savoir si c'est à travers lui que s'est effectuée la pénétration), ce sac devenant alors une longue vésicule complètement close ; simultanément, l'épiderme se reconstitue dans sa continuité au niveau où avait débuté le bourgeonnement du sac ; aussi la composante ectodermique de la vésicule et l'épiderme pariétal constituent-ils désormais deux assises ectodermiques distinctes juxtaposées. On ignore quand et comment disparaissent les cellules nourricières. L'ancienne vésicule en doigt de gant est donc devenue une longue vésicule ovoïde didermique, à feuillet interne d'origine ectodermique et à feuillet externe procédant de la somatopleure mésodermique. L'oeuf qu'elle renferme entrera alors en segmentation, donnant naissance à une masse cellulaire ovoïde, pleine, correspondant à une stéréoblastula. Au fur et à mesure des divisions cellulaires, une cavité interne de dimensions variables selon les espèces et aux contours d'abord mal délimités, puis plus réguliers, s'y creuse (coeloblastula, avec entre 20 et 36 cellules) (Fig. 3). Au pôle de l'embryon le plus proche de la paroi, interprété comme constituant le pôle végétatif, se produit vers le stade à 72 cellules une sorte d'extragastrulation, affectant apparemment 4 cellules (comme chez les Eurystomes), dont la propre division donne naissance à de gros macromères, ce qui conduit à donner à cette région l'aspect d'un capuchon (Fig. 4) ; le pôle opposé, celui qui est appendu dans la cavité générale, et qui reste unistratifié, constituera dès lors le pôle animal de l'embryon.

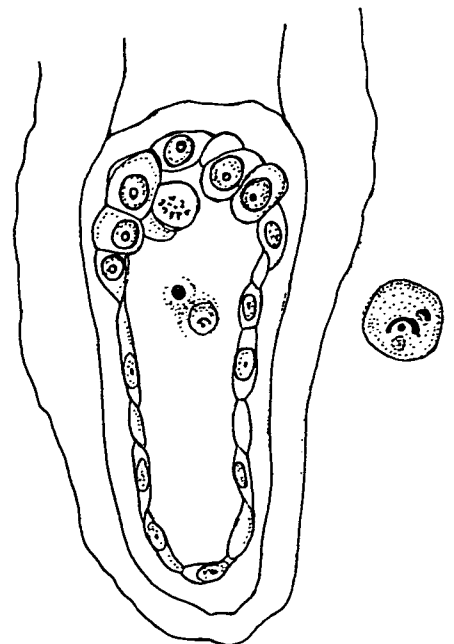
La prolifération cellulaire, apparemment désordonnée, qui se produit alors au niveau du capuchon, constitue une étape essentiel-



**Fig. 3 :** Sac incubateur évolué en grande vésicule ectodermique close, fermée à chacune de ses extrémités, et renfermant une coeloblastula à son extrémité interne. La doublure somatopleurale s'est alors fortement épaissie. À côté : la coeloblastula en vue externe. D'après BRAEM (1897), modifié.

le dans le développement de l'embryon, puisque c'est alors que se différencient les premières cellules mésodermiques selon un mécanisme encore très mal connu et inexploqué. Les gros macromères entrent rapidement en dégénérescence et leur disparition contribue largement à accroître les dimensions de la cavité qui avait pris naissance lors de la transformation de la stéréoblastula en coeloblastula ; cette cavité cesse alors d'être un véritable blastocoele *sensu stricto*. L'hypothèse qui a prévalu impliquait une délamination de l'épiderme au niveau du pôle végétatif, conduisant à la production vers l'intérieur de deux petits massifs diamétralement opposés, et qui constitueraient le primordium du mésoderme ; parallèlement, le capuchon lui-même dégénérerait complètement. Notre expérience du développement des Bryozoaires nous conduit à accueillir cette théorie d'une origine ectomésodermique du mésoderme avec suspicion, et à proposer (voir plus loin) une autre hypothèse : celle d'une origine endomésodermique. Il serait plus logique que les cellules mésodermiques procèdent de certains au moins (si non d'un seul) des macromères du pôle végétatif, et donc d'une partie du capuchon qui alors ne dégénérerait que partiellement ; une telle hypothèse est plus en conformité

**Fig. 4 :** Début de l'extragastrulation au niveau du capuchon ectodermique formé au pôle végétatif de l'embryon. Différenciation des cellules endomésodermiques et apparition des premières cellules mésodermiques, libérées dans le blastocoele. D'après BRAEM (1897), modifié.



**Fig. 5 :** Prolifération du mésoderme embryonnaire, devenant la somatopleure de l'embryon, en direction du pôle animal, constituant ainsi l'ébauche de la doublure interne mésodermique de l'épiderme embryonnaire. D'après BRAEM (1897), modifié.

avec l'embryogenèse des Bryozoaires Eurystomes (D'HONDT 1983). Les cellules libres observées par différents auteurs à l'intérieur du blastocoele, et que les embryologistes allemands ont désigné sous le nom de « Binnenzellen », pourraient représenter à notre avis les premiers mésoblastes formés à partir du capuchon et non encore organisés à ce stade en somatopleure. En définitive, au pôle végétatif, seuls dégénéreraient dans ce cas les macromères à vocation endodermique, tandis que subsisteraient, et se multiplieraient les cellules mésodermiques procédant de la division d'un ou de plusieurs de ces macromères.

Le mésoblaste, reconnaissable au stade d'environ 180 cellules, s'organise tout d'abord dans la région végétative de l'embryon et c'est alors que débute la coélomogénèse. Il y constitue en premier lieu une assise mal définie, où les mitoses sont nombreuses, et qui double initialement et très rapidement la face interne de l'épithélium du pôle végétatif. Cette assise mésodermique prolifère et gagne ensuite vers le bas (Fig. 5), et finira par se refermer en une vésicule mésodermique entièrement close, concentrique à l'épiderme embryonnaire qui l'encercle mais en laissant encore temporairement en dehors d'elle une partie de l'ancien blastocoele (qui disparaîtra quand le coelome aura atteint ses dimensions définitives) (Fig. 6). Cette vésicule mésodermique s'accôle à l'épiderme embryonnaire, et l'organisme ainsi formé

présentera alors la structure didermique fondamentale du Bryzoaire traditionnel, avec feuillet épidermique vers l'extérieur et doublure par un feuillet mésodermique du côté interne. La cavité ainsi délimitée est un véritable coelome ; l'assise mésodermique est devenue une somatopleure. Lorsque le polypide originel aura été bourgeonné, il étirera au cours de sa croissance la portion de la somatopleure qui le tapisse extérieurement ; celle-ci, lorsque le polypide aura différencié les différents segments de son tube digestif, deviendra une splanchnopleure.

Parallèlement, des cellules épidermiques ceinturant la région équatoriale de l'embryon se divisent activement ; l'épaississement annulaire qui en résulte entre au contact de la composante ectodermique (donc interne) du sac d'incubation ; ce phénomène a été interprété comme l'équivalent d'une placenta temporaire. On observe alors un gradient de basophilie décroissante de la portion interne de l'embryon vers sa portion pariétale, et un gradient antagoniste d'acide ribonucléique. Les régions de l'embryon situées respectivement au-dessus et au-dessous de cet épaississement annulaire évolueront différemment ; on peut supposer que des phénomènes d'induction se produisent à ce moment et conditionnent les organogenèses respectives des deux moitiés de l'embryon. La région animale, en dessus de la ceinture placentaire, donnera le lobe-flotteur (voir ci-après), la région végétative la future zone polypidienne ; c'est donc du côté du pôle végétatif de l'embryon que se creusera l'orifice buccal du juvénile vagile ; il s'agit donc du percement d'un orifice secondaire, et un tel caractère est typiquement deutérostomien. Il semble enfin que certaines cellules du placenta puissent se détacher et circuler autour de l'embryon ; jouent-elles le rôle de macrophages ?

**Fig. 6 :** Coelomogénèse après fermeture de la paroi coelomique de l'embryon, constituant dès lors une somatopleure continue. L'embryon devient alors didermique ou bistratifié, constitué vers l'extérieur d'un épithélium épidermique, et vers l'intérieur d'une assise-doublure interne de cellules mésodermiques encore en voie d'allongement grâce à l'intervention de cellules mésodermiques amiboïdes libérées. A ce moment, l'embryon est fixé à la paroi épidermique du sac incubateur par un épaississement ectodermique annulaire. D'après BRAEM (1897), modifié.

Cet embryon, soit restera indivis (*Fredericella*), soit au contraire acquerra par partition longitudinale une forme bilobée (*Plumatella*) ; les deux lobes ainsi formés s'individualiseront de plus en plus suite à l'approfondissement de la fissure qui les sépare ; ils sont amenés à devenir deux jeunes autozoécies fondatrices jumelles ; dans le premier cas, le juvénile vagile qui sera libéré après organogenèse polypidienne ne comportera

qu'une unique zoécie fondatrice, et donc un seul polypide initial. Chacune des deux zoécies jumelles renferme son propre polypide ; elles seront réunies à leur base par un vaste lobe commun faisant office de flotteur. Ce lobe se différencie à partir de la région animale du juvénile vagile ; il apparaît sous la forme d'un épaississement annulaire, s'accroît et glisse en direction du pôle opposé, refoulant ce dernier devant lui tout en l'enveloppant progressivement puis en le recouvrant complètement à l'intérieur d'une sorte de manteau. Pendant ce temps se poursuit la différenciation des différents segments du tractus digestif du (ou des) jeunes polypides, celle des cellules musculaires, de la splanchnopleure et des tentacules. L'épithélium de la région polypidienne s'enrichit en cellules glandulaires ; celui du lobe commun se recouvrira de cils qui interviendront dans la locomotion du juvénile vagile après son émission. Les tentacules et l'anse digestive sont formés alors que la gaine tentaculaire est encore close. Pendant ce temps, le polypide de la zoécie-mère s'est nécrosé, jusqu'à ce que sa lyse permette la libération de la larve ; celle-ci sort par un orifice propre qui se creuse, dans les tissus de la poche incubatrice, à l'endroit où celle-ci s'était différenciée à partir de l'épiderme ; l'émission de la larve est d'autant plus aisée que la composante ectodermique de la vésicule incubatrice s'était déjà alors beaucoup résorbée, et que la somatopleure environnante s'était transformée en vestibule de sortie.

### 3) Le juvénile vagile

Après son émission, le juvénile vagile connaît une période de vie libre d'environ 24 h. Le manteau, structure protectrice temporaire du (ou des deux) polypes primordiaux, se rebrousse alors en sens inverse de son mouvement de fermeture décrit à l'alinéa précédent, afin de les découvrir à nouveau. Le jeune organisme tourne sur lui-même autour d'un axe antéro-postérieur, le lophophore vers l'avant ; lorsqu'il existe deux jeunes polypides (l'organisme a alors la forme d'un Y), ils se tournent le dos. Le lobe-flotteur se dégonfle et s'invagine peu à peu, puis entrera en nécrose. Le juvénile vagile se fixera alors à un substrat par l'intermédiaire des cellules glandulaires de la ré-

gion polypidienne. JULLIEN (1885) a observé que ces événements ne se déroulaient pas toujours parfaitement et pouvaient produire des larves anormales incapables de se métamorphoser. Du juvénile vagile ne subsistera plus, après sa fixation au substrat, que la région polypidienne.

## Quelques hypothèses

Nous avons vu ci-dessus que deux points majeurs de la reproduction sexuée des *Phylactolaemates* demeuraient inconnus, le mécanisme de la nidation et l'origine embryonnaire du mésoderme. Nous les discuterons rapidement ci-après.

### 1) La nidation

L'œuf fécondé appartient à l'origine au tissu somatopleural, et est situé à proximité immédiate de la poche incubatrice qui se différencie sous la forme d'une hernie, creuse en son centre, de l'épiderme pariétal. Le passage de l'œuf dans la lumière de cette excroissance implique nécessairement sa traversée de la paroi épidermique herniale. Certaines des illustrations figurant dans la littérature montrent un rapprochement, puis un accollement de l'œuf à cette paroi. Deux explications en sont alors envisageables : 1°) soit l'englobement de l'œuf par un repli de la paroi de cette poche ; 2°) soit la pénétration active par diapédèse de l'œuf (après qu'il se soit détaché de la somatopleure et insinué entre celle-ci et l'épithélium pariétal) dans la lumière de la poche par effraction de la paroi de cette dernière (suivie d'une refermeture de la « plaie » correspondante). La première explication nous paraît difficilement concevable, et nous retiendrons la deuxième ; en effet, en cas d'englobement, l'œuf aurait nécessairement été emprisonné à l'intérieur d'une cavité délimitée par la paroi de la poche, repli qui, mécaniquement, n'aurait pu être que bistratifié ; or toutes les coupes étudiées ont montré que cet épithélium demeurait toujours monostratifié.

L'entrée de l'œuf dans la poche incubatrice ne peut donc mettre en jeu qu'une traversée, par effraction, de la paroi épidermique de celle-ci. Les coupes publiées ne permettent pas de se rendre compte si cette

hernie épidermique est délimitée ou non du côté interne par une membrane basale continue, ou si ses cellules sont incomplètement jointives (cette dernière situation faciliterait alors le passage de l'œuf entre les cellules épidermiques) ; certaines figures montrent en revanche un certain désordre dans les cellules de l'épithélium hernial après entrée de l'œuf, ce qui apporterait un argument en faveur de notre hypothèse. Les documents histologiques publiés par les auteurs sont toutefois par trop incomplets pour confirmer notre hypothèse, qui nécessite le recours à la microscopie électronique à transmission.

## 2) L'origine du mésoderme

L'hypothèse des anciens auteurs envisage la différenciation du mésoderme à partir d'une multiplication, en deux sites latéro-distaux diamétralement opposés, de cellules épidermiques situées latéralement par rapport au pôle végétatif de l'embryon, et ceci après l'entrée en nécrose du capuchon de macromères endodermiques. Ces deux amas seraient issus chacun de la délamination de l'épithélium ectodermique latéro-distal. Ces deux masses grossiraient et fusionneraient, donnant naissance à une assise cellulaire monostratifiée, tapissant de façon continue tout l'intérieur de la région végétative du blastocoele. Cette strate, étroitement appliquée contre l'ectoderme, s'allongerait en direction du pôle animal, avant de se refermer pour délimiter la cavité coelomique ; le feuillet constitué par ces cellules constituerait dès lors la somatopleure de l'embryon. Il faut toutefois reconnaître que l'iconographie publiée par les auteurs manque de précision et, de ce fait, est loin d'être significative de l'interprétation proposée ; les deux présumées masses cellulaires d'initiales mésodermiques pourraient n'en constituer qu'une seule ; un seul macromère pourrait être capable, par divisions successives, d'être à l'origine du feuillet mésodermique dans sa totalité. Par ailleurs, elles peuvent procéder de macromères issus du capuchon, lui-même formé lors d'une gastrulation aberrante ; aussi, rien ne permet d'affirmer que le mésoderme des Phylactolaemates provient effectivement d'une délamination de cellules à vocation ectodermique. Notre propre hypothèse

se implique en revanche que le mésoderme des Phylactolaemates pourrait être, en réalité, embryologiquement un endomésoderme.

Par ailleurs, chez les Bryozoaires Eurystomes, les données actuelles permettent d'établir que dans ce taxon le mésoderme est ontogénétiquement un endomésoderme ; il serait *a priori* difficilement inconcevable, que dans un taxon aussi homogène que les Bryozoaires, le mésoderme ait deux origines embryologiques aussi différentes en fonction des classes, ce qui sous-entendrait un polyphylétisme et par voie de conséquence une grande distance phylogénétique entre les Phylactolaemates et les Eurystomes. On est donc en droit de supposer que la mésodermogenèse et la coelomogenèse se déroulent de manière identique dans les différentes grandes lignées de Bryozoaires et que l'interprétation des anciens auteurs a pu être partiellement erronée. Ce serait en réalité une gastrulation (un peu aberrante) au pôle végétatif qui conduirait à la ségrégation de 4 macromères endomésodermiques primitifs, à partir desquels par délamination les initiales mésodermiques se seraient différenciées avant que les cellules potentiellement endodermiques ne dégénèrent (et qui seraient celles dont la nécrose a été constatée sur les coupes histologiques). Ce schéma est celui de la formation du mésoderme chez les Eurystomes ; l'image la plus précoce que l'on y ait obtenu de la présence du mésoderme est celle d'une minuscule lentille monostratifiée aplatie contre un gros macromère endodermique non encore nécrosé ; cette lentille, formée en coupe transversale d'une file monostratifiée de 4 cellules contiguës, est étroitement appliquée contre le macromère endodermique, mais en discontinuité et séparé par un vide des cellules épidermiques de l'embryon. On peut logiquement conclure de cette observation, malheureusement unique, que les initiales mésodermiques proviennent de la division d'un ou de plusieurs macromères endodermiques. Il est plus rationnel d'accepter l'hypothèse de l'origine endomésodermique du mésoderme des Phylactolaemates, et par voie de conséquence de l'ensemble des Bryozoaires, plutôt qu'ectomésodermique.

Chez les Eurystomes, il existe une véritable métamorphose, la phase larvaire étant



séparée de l'état imaginal par une période de remaniement complète de la biologie dans son ensemble, de la morphologie, de l'anatomie, de l'organisation générale, par la dégénérescence définitive de certaines catégories cellulaires, des dédifférenciations suivies de redifférenciations histologiques et fonctionnelles, et enfin caractérisée par une possible inversion de polarité (la larve de l'Eurystome est (du moins, en apparence) protostomienne, l'adulte est indubitablement deutérostomien). Chez les Phylactolaemates, le polypide différencié, et donc son orifice buccal, sont orientés vers le pôle végétatif, ce qui en première approximation aurait pu être interprété comme significatif d'une protostomie. En fait, il n'en est rien ; en effet, aucun blastopore ne s'étant creusé chez l'embryon de Phylactolaemate où la gastrulation est par ailleurs superficielle, l'orifice buccal du polypide issu de l'embryogénèse se révèle donc être une néoformation, ce qui est un caractère typiquement deutérostomien.

Chez les Eurystomes, les cellules larvaires présentent pour l'embryologiste l'avantage de posséder des caractères cytologiques spécifiques qui constituent d'excellents marqueurs cellulaires ; grâce à ces caractères cytologiques, il est possible de suivre facilement lors d'une étude ultrastructurale l'évolution et le devenir de ces types cellulaires au travers des remaniements qui affectent l'organisme durant la métamorphose et l'organogénèse post-larvaire, de l'embryon à l'ancestrula. Il est possible qu'il en soit de même chez les Phylactolaemates de l'embryon jusqu'au juvénile vagile ; dans ce cas, la microscopie électronique à transmission devrait faciliter la compréhension de l'origine embryologique du mésoderme des Phylactolaemates. Il est paradoxal que les premiers stades du développement de ces organismes n'aient pas encore fait l'objet d'études faisant appel à cet outil des plus performants. Seule la microscopie électronique à transmission permettra d'élucider ce problème irrésolu de l'origine ontogénétique du mésoderme des Phylactolaemates. Une autre question reste posée : les Phylactolaemates sont-ils des animaux chez lesquels la reproduction sexuée par l'intermédiaire d'une larve et d'une métamorphose a été préalablement perdue au cours de l'évolu-

tion, ou au contraire des animaux néoténiques chez lesquels aucune véritable larve n'a jamais existé ? En d'autres termes, les Phylactolaemates sont-ils, pour les Bryozoaires, l'équivalent des Gymnophiones chez les Amphibiens ?

## Résumé

Rappel des connaissances antérieures sur le développement embryonnaire des Bryozoaires Phylactolaemates et proposition de nouvelles interprétations.

## Références

- ANNOSCIA E. (1968): Briozoi. — *Paleontographia Italica*, Pise: 397, 24 pl.
- BRAEM F. (1897): Die geschlechtliche Entwicklung von *Plumatella fungosa*. — *Zoologica* **23**: 1-71 & 8 pl.
- BRAEM F. (1908): Die geschlechtliche Entwicklung von *Fredericella sultana*. — *Zoologica* **52**: 1-54.
- BRIEN P. (1952): Fixation et métamorphose des larves de Phylactolaemates (*Plumatella fungosa*, *Fredericella sultana*). — *C. R. Sc. Acad. Sci., Paris* **235**: 1435-1437.
- BRIEN P. (1953): Etude sur les Phylactolaemates. — *Ann. Soc. R. Zool. Belgique* **84**(2): 301-440.
- BRIEN P. (1954): A propos des Bryozoaires Phylactolaemates. Processus épigénétiques de l'évolution. Ontogenèse multiple. — *Bull. Soc. zool. Fr.* **79**(4): 203-239.
- BRIEN P. (1960): Classe des Bryozoaires. — In : GRASSE P.-P. (Ed.): *Traité de Zoologie*, **V** (2<sup>e</sup> fascicule), Masson et Cie, Paris: 1053-1335.
- BRIEN P. & C. MORDANT (1955-1956): Relations entre les reproductions sexuée et asexuée à propos des Phylactolaemates. — *Ann. Soc. R. Zool. Belgique* **86**: 169-189.
- COOK P.L. (1977): Early Colony Development in *Aethea* (Bryozoa). — *Amer. Zool.* **17**: 55-61.
- HONDT J.-L. D' (1983): Sur l'évolution des quatre macromères du pôle végétatif chez les embryons de Bryozoaires Eurystomes. — *Cah. Biol. Mar.* **24** (2) : 177-185.
- JULLIEN J. (1885): Monographie des Bryozoaires d'eau douce. — *Bull. Soc. zool. Fr.* **10**: 91-207.
- KOROTNEFF A. (1889): Sur la question du développement des Bryozoaires d'eau douce. — *Mém. Soc. Nat. Kiev* **10**: 393-410.
- KRAEPELIN K. (1892): Die deutschen Süßwasserbryozoen. Eine Monographie. II. Entwicklungsgeschichtlicher Teil. — *Abh. Geb. Naturwiss. Ver. Hamburg* **12**: 1-67.

MARCUS E.(1934): Über *Lophopus crystallinus*  
(PALL.). — Zool. Jb. Abt. Anat. **58**: 501-606.

MATRICON I. (1963): Dégénérescence du polypide  
femelle et formation d'une poche incubatrice  
chez *Alcyonidium polyoum* (HASSALL) (Bryozo-  
aire Cténostome). — Arch. Zool. exp. gén.  
**102**, N. et R., 2: 79-93.

**Adresse de l'auteur:**

Dr. Jean-Loup L. D'HONDT  
Directeur de recherche au CNRS  
Muséum National d'Histoire Naturelle  
Département « Milieux et peuplements  
aquatiques » (USM 403)  
55, rue de Buffon  
F-75231 Paris cedex 5, France  
E-Mail : [dhondt@mnhn.fr](mailto:dhondt@mnhn.fr)